

## Atta-Studien (Hym. Formicidae)

von

Thomaz Borgmeier, O. F. M.

(Mit 7 Tafeln)

Einer der groessten Uebelstaende der Ameisensystematik ist der Umstand, dass sie fast ausschliesslich auf Arbeiter, d. h. auf degenerierte Weibchen gegruendet ist. Neubeschreibungen, die sich nur auf Sexualformen (Maennchen oder Weibchen) beziehen, sind nicht beliebt bei den Myrmecologen, aus dem einfachen Grunde, weil die sichere Feststellung der zugehoerigen Arbeiter oft erhebliche Schwierigkeiten bereitet. Die Arbeiter haben in der myrmecologischen Taxonomie eine Art Privileg erhalten und beherrschen das Feld. Die Folge davon ist, dass die Sexualformen vernachlaessigt werden. Das ist vom wissenschaftlichen Standpunkt aus sehr zu bedauern, denn das Ideal jeder Systematik muss sein, alle nur moeglichen in die Erscheinung tretenden (phaenotypischen) Merkmale vergleichend zu untersuchen, weil man nur so ein getreues Bild der Art erhaelt. Schon AGASSIZ (1857) wies in seinem Buechlein "Essay on Classification" darauf hin, dass man zur Bestimmung von Arten ganze Biographien verfassen muesste.

EMERY, sicher einer der groessten Myrmecologen seiner Zeit, hat die Bedeutung der Sexualformen fuer die Ameisensystematik schon fruehzeitig erkannt, indem er bei seiner erstmaligen Grundlegung des Systems der Myrmicinae (1877) auch die Charaktere der Weibchen und Maennchen heranzog. Das haelt FOREL fuer praktisch unmoeglich; er schreibt (1885, p. 376): "M. EMERY désirerait trouver une classification attribuable aux sexes ailés. Malheureusement cela demeure un *pius* (sic!) *desiderium* et il faut, comme M. MAYR, s'en tenir aux ouvrières bon gré mal gré". Nun ist zuzugeben, dass es immer schwierig sein wird, Material von Sexualformen zu beschaffen, besonders mit den dazugehoerigen Arbeitern. Aber intensive Sammeltaetigkeit zur Zeit des Schaermens kann auch diese Schwierigkeit ueberwinden.

Ein weiterer Uebelstand der Ameisentaxonomie ist das Pentanominalsystem (Gattung, Untergattung, Art, Unterart, Vavietat), gegen welches CREIGHTON (1938) in einem sehr beachtenswerten Artikel Stellung nahm. Er schreibt (p. 3): "Our method of handling the subspecies and the variety is a unique taxonomic phenomenon. Although

as originally envisaged the plan for the use of two infra-specific ranks was wholly conservative the unforeseen end result has been to complicate the nomenclature to such an extent that conservatism seems apt to perish in a situation of its own devising". CREIGHTON schlägt vor, alle infraspezifischen Bezeichnungen zu Unterarten zu machen und in Zukunft von Varietaetsbeschreibungen Abstand zu nehmen. Dabei versteht er unter "Subspecies" die geographische Rasse. Er schliesst mit den Worten (p. 9): "It seems to me that this suggests a very sound treatment for nomenclatorial simplification... I propose therefore, that myrmecologists continue to exercise the conservatism for which they are famous and give over a taxonomic practice based largely upon auctorial evaluation for one more susceptible to factual proof. Let us reduce all infra-specific variants to a single rank, the subspecies, and thereafter eschew all temptation to return to varietal description. Most important of all let us refrain from describing additional infra-specific variants unless these have first been validated by adequate field observation". Ich halte den Vorschlag Creightons fuer praktisch durchfuehrbar und werde mich in Zukunft daran halten.

Die erwaehten Uebelstaende treten beim Studium der Gattung *Atta* klar zutage. Diese Gattung umfasst die groessten Ackerbauschaedlinge Suedamerikas und hat enorme oekonomische Bedeutung. Ueber die Biologie dieser Gattung veroeffentlichen EIDMANN (1935), STAHEL & GEIJSKES (1939), AUTUORI (1941, 1942) und WEBER (1937, 1938, 1946) wichtige Arbeiten. Aber die Taxonomie schritt nur langsam voran. EIDMANN klagt (1935, p. 195): "Hinsichtlich der einzelnen Arten der Gattung *Atta*, insbesondere ihrer Bewertung als selbstaendige Arten oder Unterarten resp. Varietaeten, sowie auch hinsichtlich ihrer Verbreitungsgrenzen herrscht noch viel Unklarheit, solass ich eine Revision der Gattung *Atta*, besonders im Hinblick auf deren grosse wirtschaftliche Bedeutung als Grundlage fuer alle weiteren Untersuchungen fuer dringend erforderlich halte".

Nun ist aber die Unterscheidung der *Atta*-Arten ausschliesslich auf Grund der Arbeiter nach meiner Erfahrung ein ziemlich aussichtsloses Unternehmen. Die Arbeiter sind nicht nur hochgradig polymorph, sondern gewisse Charaktere sind auch sehr variabel selbst bei Arbeitern derselben Groesse. Die spezifischen Unterschiede sind nicht "clear-cut", sodass selbst grosse Forscher bei Bestimmungen geirrt haben.

Es lag deshalb nahe, auch die maennlichen Genitalien zur Unterscheidung der Arten heranzuziehen. EMERY (1913) war der erste, welcher gute Beschreibungen und Abbildungen des maennlichen Genitalapparates von *Atta* veroeffentlichte. Aber in der Bewertung der Charaktere macht sich gleich wieder sein uebertriebener Konservatismus bemerkbar: er will nur drei Arten gelten lassen (*cephalotes*, *insularis*, *serdens*) und betrachtet alle anderen Formen als Unterarten oder Varietaeten. Neun Jahre spaeter (1933), wahrscheinlich veranlasst durch eine Kritik Forels (1913), erkennt er auch *colombica* und *laevigata* als selbstaendige Arten an, verteilt aber alle fuenf auf drei Gruppen.

Auf EMERYS Arbeit baut GONÇALVES (1942) auf. In einer kleinen aber bedeutungsvollen Studie, die man als Grundlage fuer eine zukuenftige Monographie der Gattung bezeichnen kann, hat er nicht nur die in der Literatur zurstreuten Angaben kurz zusammengefasst, sondern, was ads Wichtigste ist, er hat auch den maennlichen Genitalapparat weitgehend beruecksichtigt. In dieser Arbeit, welche Bestimmungsschluessel fuer die Maennchen und Arbeiter enthaelt, werden die erwaehnten Gruppen EMERYS zu Untergattungen erhoben (*Atta* s. str. *Archeatta* und *Neoatta*). Es wird auch eine kuriose Art aus Goiás beschrieben (*goiana*), deren Genitalien hoechst charakteristisch sind. Es ist zu bedauern, dass GONÇALVES keine Zeit hatte, seine Arbeit reicher zu illustrieren. Vieles laesst sich mit Worten kaum ausdruecken, und Zeichnungen sind unerlaesslich, um von gewissen Merkmalen und komplizierten Organen eine klare Idee zu vermitteln. Was die Phylogenie der Gattung angeht, so bin ich mit den Ansichten des Autors nicht einverstanden; ich komme darauf am Schluss dieser Arbeit zurueck.

Vorliegende Studie wurde veranlasst durch Material, das mir mein Freund MARIO AURUORI bei einem Besuch im Biologischen Institut von São Paulo zur Bestimmung uebergab mit der Bemerkung, dass es sich wahrscheinlich um eine *piriventris* nahestehende Form handele. Bei Untersuchung der Genitalien dieser Form, die ich als neue Unterart von *sexdens* weiter unten beschreibe, erhielt ich den Eindruck, dass ein vergleichendes Studium der mittleren Anhaenge, der sogenannten *sagittae*, geeignet sei, neues Licht auf die Unterscheidung der *Atta*-Arten zu werfen. Uebrigens hatte bereits EMERY (1913) auf die taxonomische Bedeutung der *sagittae* hingewiesen. Bezugnehmend auf MAYRS Formiciden der Novara-Reise (1868) sagt er (p. 255): "Il décrit les valvules externes (stipites) et moyennes (volselles) et l'hypopygium (lamina subgenitalis); les valvules internes (sagittae) sont passés sous silence; et pourtant ces appendices présentent des différences bien plus remarquables que les parties plus extérieures; seulement elles ne sont pas toujours visibles". WHEELER (1907) beging denselben Fehler in seiner Arbeit ueber die pilzzuechtenden Ameisen Nordamerikas.

Durch die Liebenswuerdigkeit meiner Freunde in Rio de Janeiro, des Herrn Prof. COSTA LIMA (von der Ackerbauhochschule) und des Herrn Dr. GONÇALVES (vom Pflanzenschutzdienst), sowie des Herrn AURUORI (vom Biologischen Institut in São Paulo) war es mir moeglich, die Maennchen einiger Arten zu studieren, die in meiner Sammlung nur durch Arbeiter vertreten sind. Ich konnte so den Genitalapparat aller *Atta*-Arten untersuchen mit alleiniger Ausnahme von *colombica* Guér. und *lutea* For., die unzweifelhaft zur *cephalotes*-Gruppe gehoeren.

Ein genauer Vergleich der Genitalien der mir vorliegenden Arten und Unterarten brachte mich zu der Ueberzeugung, dass die Gattung *Atta* in fuenf Untergattungen zerfaellt, von denen zwei hier als neu aufgestellt werden. Es mag uebertrieben erscheinen, bei einer relativ

kleinen Gattung mit nur 15 Arten und 15 Unterarten so viele Untergattungen zu unterscheiden. Aber unser System hat sich eben nach den Tatsachen zu richten. So wie es Gattungen mit nur einer Art gibt (*Paraponera*), so kann es auch Untergattungen mit nur wenigen Arten geben. Nicht die Zahl der Arten gibt den Ausschlag, sondern das Gewicht der Unterscheidungsmerkmale. Wie meine Abbildungen zeigen, sind die Unterschiede der Genitalien in der Tat so bedeutend, dass die vorgeschlagene Teilung gerechtfertigt erscheint.

Obschon ich mich in der vorliegenden Arbeit fast ausschliesslich mit dem maennlichen Genitalapparat, besonders den *sagittae*, befasse, bin ich doch weit davon entfernt, den spezifischen Unterscheidungswert der Genitalcharaktere zu ueberschaetzen, da dieselben oft bei Individuen desselben Nestes und sogar bilateral bei demselben Individuum variieren, worauf schon EMERY (1913, p. 256) hinwies: "Ces caractères varient certainement plus ou moins, surtout avec la taille des individus, du moins pour ce qui regarde le stipes, la volsella, la lacinia et la lamina subgenitalis". Auch die *sagittae* variieren, wie wir weiter unten bei *sexdens* sehen werden. Aber in jedem Falle erlaubt die Form der *sagittae* die sichere Einordnung in eine bestimmte Untergattung. Fuer die Unterscheidung der Arten und Unterarten muessen auch die Charaktere der Arbeiter und Weibchen in Betracht gezogen werden.

Es ist nicht ausgeschlossen, dass das genaue Studium der Sexualformen von *Atta* zusammen mit dem der Arbeiter in der Zukunft noch Ueberraschungen zeitigt und dass die Artenzahl dieser Gattung in Wirklichkeit groesser ist als es heute den Anschein hat. Um das sicher festzustellen, ist vor allem reiches Material aller Kasten erforderlich, und zwar aus der ganzen von *Atta* bewohnten Zone, die von Texas bis Argentinien reicht. Nur so schaffen wir eine zuverlaessige Grundlage fuer die Kenntnis von variierenden und von genetisch fixierten Merkmalen, sowie fuer die sichere Unterscheidung von Arten und Unterarten, welche fuer das Studium der geographischen Verbreitung unerlaesslich ist.

#### SCHLUESSEL DER UNTERGATTUNGEN (♂)

- |   |                             |
|---|-----------------------------|
| 1. Sagitten ventral in der Mitte nicht gezaehnt .....   | 2                           |
| — Sagitten ventral in der Mitte gezaehnt .....  | 4                           |
| 2. Sagitten zungenfoermig, mehr oder weniger parallel, ohne seitliche Erweiterungen .....   | <i>Palaeatta</i> , n. subg. |
| — Sagitten mit seitlichen Erweiterungen .....   | 3                           |
| 3. Sagitten zur Seite schraeg ansteigend (loeffelfoermig), von oben gesehen zur Basis erweitert, Seitenrand teilweise nach innen umgeschlagem ..... | <i>Epiatta</i> , n. subg.   |
| — Seitenteile der Sagitten vertikal, im Profil mehr oder weniger dreieckig und zur Basis ansteigend .....   | <i>Neoatta</i> Gonçalves    |
| 4. Sagitten jederseits mit einem Laengskiel und einem krummen gezaehnten Haken .....  | <i>Atta</i> s. str.         |
| — Sagitten seitlich ohne Kiel und ohne Haken ...  | <i>Archeatta</i> Gonçalves  |

## LISTE DER ARTEN

Folgende Liste enthaelt alle Arten und Unterarten, mit Angabe der Typenlokalitaet (in Klammern). Einige Formen, die von GONÇALVES (1942) als zu *laevigata* gehoerig betrachtet werden, wurden unter *vollenweideri* gestellt. Ob *colombica* und *lutea* selbstaendige Arten oder nur Unterarten von *cephalotes* sind, muessen spaetere Untersuchungen lehren. In der Liste wurde ausgelassen *Atta sexdens rubropilosa bolchevista* (SANTSCHI, 1929), die (nach muendlicher Mitteilung von Herrn GONÇALVES) wahrscheinlich synonym von *laevigata* Sm. ist.

## GENUS ATTA Fabr. 1805

I. Subg. *Palaetta*, n. subg.

1. *bisphaerica* FOREL, 1908. — (Brasilien: São Paulo, Ipiranga).
2. *goiana* GONÇALVES, 1942. — (Brasilien: Goiás, Leopoldina; heute Aruanã).

II. Subg. *Epiatta*, n. subg.

3. *robusta* BORGMEIER, 1939. — (Brasilien: Rio de Janeiro, São Bento).
4. *laevigata* Fred. Smith, 1858. — (Brasilien: Pará, Santarem).
5. *laevigata venezuelensis* GONÇALVES, 1942. — (Venezuela: El Valle, D.F.).
6. *opaciceps* Borgmeier, 1939. — (Brasilien: Pernambuco, Tapera).
7. *vollenweideri* FOREL, 1893. — (Argentinien).
8. *vollenweideri saltensis* FOREL, 1913. — (Argentinien: Prov. Salta).
9. *vollenweideri obscurata* GALLARDO, 1916. — (Argentinien: Santiago del Estero).
10. *vollenweideri lizeri* SANTSCHI, 1922. — (Bolivien: Santa Cruz de la Sierra).
11. *capiguara* GONÇALVES, 1944. — (Brasilien: São Paulo, Jacui).

III. Subg. *Neoatta* Gonçalves

12. *sexdens* Linnaeus, 1758. — (Surinam).
13. *sexdens rubropilosa* FOREL, 1908. — (Brasilien: São Paulo, Ipiranga).
14. *sexdens piriventris* SANTSCHI, 1919. — (Argentinien: Chaco, Las Palmas; Misiones, S. Inacio).
15. *sexdens tristis* SANTSCHI, 1919. — (Argentinien: Santa Fé).
16. *sexdens fuscata* SANTSCHI, 1922. — (Bolivien: Guarayos).
17. *sexdens autuorii*, n. subsp. — Brasilien: São Paulo, Atibaia).

IV. Subg. *Atta* s. str.

18. *cephalotes* Linnaeus, 1758. — (Surinam).
19. *cephalotes opaca* FOREL, 1904. — (Kolumbien: S. Antonio).
20. *cephalotes integrrior* FOREL, 1904. — (Brasilien: Pará).
21. *cephalotes erecta* SANTSCHI, 1929. — (Costa Rica: Columbiana, Sta. Clara).
22. *cephalotes isthmicola* WEBER, 1941. — (Barro Colorado Island).
23. *cephalotes oaxaquensis* GONÇALVES, 1942. — (México: Córdoba; Oaxaqua).
24. *cephalotes polita* EMERY, 1905. — (Bolivien: Mapiří).
25. *colombica* Guérin, 1845. — (Kolumbien).
26. *colombica tonsipes* SANTSCHI, 1929. — (Panama: Bella Vista).
27. *lutea* FOREL, 1893. — (Barbados).

V. Subg. *Archeatta* Gonçalves

28. *insularis* Guérin, 1845. — (Cuba).  
 29. *mexicana* Fred. Smith, 1858. — (Mexiko).  
 30. *texana* Buckley, 1860. — (Texas).

I. Subg. *Palaeatta*, n. subg.

Typus: *Atta bisphaerica* FOREL, 1908.

Diese Untergattung ist durch die Form der Sagitten charakterisiert, welche eine breite, mehr oder weniger parallele, sanft gebogene Zunge bilden, dessen konvexer Vorderrand etwas nach oben umgeschlagen ist und jederseits einen kurzen, schmalen, fingerfoermigen Anhang aufweist. Die Volsellen sind kraeftig und etwas nach innen gekruemmt. Der Stipes ist apikal zugespitzt (*bisphaerica*) oder schraeg abgestutzt (*goiana*). Diese Form der Genitalien scheint mir die aelteste und primitivste zu sein, weil die Sagitten im Vergleich zu den anderen Untergattungen einfach gebaut und wenig spezialisiert sind.

## SCHLUESSEL DER ARTEN (♂)

1. Stipes apikal zugespitzt ..... *bisphaerica* For.  
 — Stipes breit, apikal schraeg abgestutzt ..... *goiana* GONÇALVES

*Atta (Palaeatta) bisphaerica* Forel

Geographische Verbreitung: Staat São Paulo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, Bahia (Cruz das Almas) und Paraíba.

Die Originalbeschreibung ist sehr unvollstaendig. GONÇALVES (1942) hat erstmalig eine gute Beschreibung des Arbeiters gegeben. Der Kopf des groessten Arbeiters, den ich in einer fruerehen Arbeit (1939, Fig. 14) abgebildet habe, weist zuweilen rudimentaere Ozellen auf.

Der Genitalapparat des Maennchens wurde bereits von GONÇALVES (1942) untersucht. Der Stipes ist apikal zugespitzt und leicht nach innen gebogen; er ist ungefaehr so lang wie die Volsellen. Die Lacinia bildet eine dreieckige, behaarte Membran, welche auf der distalen Haelfte ueber den Unterrand des Stipes hervorragt. Die Volsellen sind kraeftig und leicht nach innen gebogen; der Seitenrand ist breit ausgebuchtet und die distale Haelfte ist verbreitert; der Oberrand ist kielfoermig und laeuft apikal in einen kurzen fingerfoermigen Anhang aus; der Innenrand ist geschaerft, besonders basal.

Die Sagitten bilden eine breite subparallele Zunge, die im Profil gesehen leicht nach oben gekruemmt ist; der konvexe Apikalrand ist in mehr oder weniger rechtem Winkel nach oben umgeschlagen und weist jederseits einen kurzen fingerfoermigen Anhang auf; in der Mitte des umgeschlagenen Apikalrandes bemerkt man einen kleinen dreieckigen Vorsprung. Dorsal sind die Sagitten zusammengewachsen; auf der Ventralseite sind sie durch eine mittlere Laengsfurche getrennt,

welche apikal auf dem umgeschlagenen Vorderrand in zwei flache, ovale, divergierende Gruben ausläuft. Die Subgenitalplatte ist apikal ausgebuchtet.

Clypeus mit zwei Zähnen. Okzipitalzahn vorhanden. Epinotalzahn obsolet, hoeckerartig.

Untersuchtes Material: Männchen von São Paulo, Loureira, Cotia, Guaratinguetá, Ibirapuera (alle Kästen) und vom Itatiaia.

*Atta (Palaeatta) goiana* Gonçalves

Diese Art ist höchst interessant. Nach meiner Ansicht bietet sie (zusammen mit *bisphaerica*) den Schlüssel zum Verständnis der Phylogenie der Gattung *Atta*. Ihre Beschreibung war deshalb, vom wissenschaftlichen Standpunkt aus, absolut notwendig, obschon nur ein einziges Männchen ohne Arbeiter vorlag (ich weiss, dass es Myrmecologen gibt, die eine solche Praxis verurteilen). Durch die Lebenswürdigkeit meines Freundes Dr. COSTA LIMA konnte ich den Holotypus untersuchen (in der Sammlung der Escola Nacional de Agricultura), der aus dem Staate Goiás von Santa Leopoldina (heute Aruanã) stammt, welches in der Nähe des rechten Ufers des Araguaí-Flusses liegt, der Goiás von Mato Grosso trennt. — Durch Zufall entdeckte ich ein Männchen dieser Art in meiner Sammlung; es stammt von Poconé, Mato Grosso, Frei CARLOS VALETTE leg. Nov. 1948. Die Art ist also im Herzen Südamerikas beheimatet.

Die Originalbeschreibung (übersetzt) lautet wie folgt: "Körper 15 mm lang; Thorax 4,5 mm hoch, 5,5 mm lang und 4,5 mm breit; Gaster 6 mm breit und (von der Basis bis zu den Penicilli) 8 mm lang. Kopf und Thorax fein genetzt und matt, mit langen roten Haaren; der Gaster ist glänzend und wenig behaart. Das Tegument ist ganz schwarz. Der männliche Genitalapparat ist sehr charakteristisch und nähert sich dem von *bisphaerica* durch die Form der Sagitten, die keine seitlichen Erweiterungen aufweisen, aber die Volsellen sind am Ende spatelförmig und stark verbreitert; sie bilden eine Verlängerung der Oberfläche ihrer Basis, sind fast eben und auf dem oberen Teile der Genitalien einander genähert. Die Lacinia erscheint als dreieckiger behaarter Lappen, der am Ende der Stipites nach aussen hervorragt. Holotypus: 1 Männchen, das in Sta. Leopoldina, Goiás, Brasilien, von H. Klee im September 1941 gefangen wurde. Nr. 9.010 der Sammlung der Escola Nacional de Agronomia. Die Arbeiter dieser Form, unzweifelhaft von spezifischem Wert, sind unbekannt. Wenn später irgendeine Unterart mit ihr identifiziert werden sollte, so müsste dieselbe zur Art erhöht werden".

Zu dieser Beschreibung brauche ich nur Weniges hinzuzufügen: Clypeus mit zwei Zähnen. Okzipitalzahn deutlich, Epinotalzahn obsolet. Der konvexe Apikalrand der Sagitten ist wie bei *bisphaerica* etwas nach oben umgeschlagen, weist aber in der Mitte keinen dreieckigen Fortsatz auf. Volsellen apikal mit kurzem abgerundetem Fortsatz. Subgenitalplatte apikal ausgebuchtet.

Die Zeichnungen wurden nach dem herauspraeparierten Genitalapparat des Holotypus angefertigt. Die Volsellen sind bei diesem Exemplar seitwaerts und nach unten gerichtet; sie erscheinen auf den Zeichnungen etwas perspektivisch verkuerzt. Ich gebe deshalb den Umriss bei Seitenansicht nach dem Exemplar von Poconé.

Der Stipes diesser Art ist von *bisphaerica* sehr verschieden, aber die Form der Sagitten laesst keinerlei Zweifel ueber die Zugehoerigkeit zur selben Untergattung.

## II. *Epiatta*, n. subg.

Typus: *Atta laevigata* Fred. Smith, 1858.

Bei dieser Untergattung sind die Sagitten loeffelfoermig und zur Basis allmaehlich verbreitert; die Seiten steigen schraeg auf und die oberen Seitenraender sind mehr oder weniger nach innen umgeschlagen. Die Stipites sind apikal verjuengt und zugespitzt. Die Volsellen sind distal etwas erweitert.

Diese Untergattung, die wahrscheinlich von *Palaeatta* abzuleiten ist, bildet den Uebergang zu *Neoatta*, bei der die Seitenteile der Sagitten vertikal aufgerichtet sind.

### SCHLUESSEL DER ARTEN (♂)

- |  |                            |
|--|----------------------------|
| 1. Mittlerer Teil der Sagitten apikal nicht ueber die Seitenteile verlaengert .....        | 2                          |
| — Mittlerer Teil der Sagitten apikal ueber die Seitenteile vorgezogen .....                | 3                          |
| 2. Umgebogener Teil der Seitenraender schmal; Subgenitalplatte apikal ausgebuchtet .....   | <i>robusta</i> Borgm.      |
| — Umgebogener Teil der Seitenraender verbreitert; Subgenitalplatte apikal abgestutzt ..... | <i>laevigata</i> F. Smith  |
| 3. Umgebogener Teil der Seitenraender innen nicht ausgebuchtet .....                       | <i>vollenweideri</i> For.  |
| — Umgebogener Teil der Seitenraender innen ausgebuchtet .....                              | 4                          |
| 4. Mittlerer Teil der Sagitten apikal wenig verlaengert .....                              | <i>opaciceps</i> Borgm.    |
| — Mittlerer Teil der Sagitten apikal staerker verlaengert .....                            | <i>capiguara</i> Gonçalves |

### *Atta (Epiatta) robusta* Borgmeier

Diese Form wurde von mir als Unterart von *sexdens* beschrieben. Wie GONÇALVES (1942) gezeigt hat, bildet sie aber eine selbstaendige Art, die wegen der Bildung der Genitalien in die Naehة von *laevigata* gehoert. Sie wurde bisher nur im Tiefland des Bundesdistriktes und des Staates Rio de Janeiro gefunden, wo sie haeufig ist.

Clypeus des Maennchens ohne Zaehne, in der Mitte leicht ausgebuchtet. Okzipitaldornen deutlich. Epinotum mit kleinem Zaehnchen jederseits auf der abschuessigen Flaechе. Stipes (von der Seite gesehen) mit breiter Basis; Distalende verjuengt, kurz (zweimal laenger als breit), bis zum Apex der Sagitten reichend. Volsellen leicht gekruemt,



lang, ueber den Apex des Stipes hinausragend, auf der distalen Haelfte maessig verbreitert, apikal mit kurzem fingerfoermigen Fortsatz. Sagitten loeffelfoermig; Seitenraender auf der distalen Haelfte leicht erhoben und in der Naehue des Apex etwas verbreitert und horizontal nach innen gebogen; mittlerer Teil apikal nicht ueber die seitlichen Erweiterungen hinausragend und von ihnen durch einen U-foermigen Einschnitt getrennt; ventral mit mittlerer Laengsfurche; apikal weist der mittlere Teil eine transversale Oeffnung auf (Foramen). Subgenitalplatte tief ausgebuchtet.

Die Zeichnung wurde nach einer Cotype von São Bento angefertigt.

Die Art unterscheidet sich leicht von den uebrigen derselben Unter-gattung durch den schmalen umgeschlagenen Teil des Seitenrandes, der bei den anderen Arten viel breiter ist.

*Atta (Epiatta) laevigata* Fred. Smith

Diese Art, deren Typus von Santarem (Pará) stammt, hat eine enorme Verbreitung. Ausserhalb Brasiliens wurde sie festgestellt in Venezuela (FOREL; WEBER), Kolumbien (FOREL, 1912: "in den Bergen bis zu 100 m Hoehe") und den Savannen von Britisch Guiana und Nordbolivien (Beni: Reyes; s. WEBER, 1938). In Brasilien wurde sie in folgenden Staaten beobachtet: Pará, Amazonas, Alagoas, Goiás, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo und im Norden von Paraná.

In einer fruheren Arbeit (1939) gab ich eine Zeichnung des Kopfes des groessten Arbeiters. GONÇALVES (1942) gab eine gute Beschreibung des Arbeiters und untersuchte auch die Genitalien des Maennchens. FOREL (1913) bezieht sich nur auf die Stipites und die Volsellen. Ueber die Biologie findet man Angaben bei WEBER (1946, 1947) und GONÇALVES (1945).

In meiner Sammlung befinden sich zahlreiche Maennchen von São Paulo (Villa Matilde, Pupo Nogueira leg. Nest); ferner ein Maennchen von Manaos (Amazonas, Bicego leg. 1899) und zwei Maennchen von Venezuela (Caracas. D.F.. Vivas-Berthier leg.). Ich konnte auch ein Maennchen von Maceió (Alagoas) untersuchen (Escola Nacional de Agronomia). Ich gebe eine Abbildung der Sagitten des Exemplars von Manaos, und eine andere von einem Maennchen aus São Paulo (Vila Matilde).

Clypeus unbewehrt, in der Mitte leicht ausgebuchtet. Okzipitaldornen deutlich. Epinotum ohne Zaehne. Subgenitalplatte apikal gerade abgestutzt. Die Volsellen sind laenger als der Stipes, leicht gekruemmt, kraeftig, und weisen apikal einen gut entwickelten fingerfoermigen Fortsatz auf. Der Stipes ist wie bei *robusta* gebildet, aber das verjuengte Distalende ist dreimal laenger als breit. Der umgeschlagene Teil der seitlichen Erweiterungen der Sagitten ist laenger und breiter als bei *robusta*; der mittlere Teil ist aehnlich gebildet; er ragt apikal nicht ueber die Seitenteile hervor und ist von ihnen durch

eine V-förmige Spalte getrennt. Bei dem Exemplar von São Paulo zeigt die Verbreiterung des Seitenrandes der Sagitten innen eine sehr schwache Ausbuchtung.

Die beiden Exemplare von Caracas stimmen mit dem von Manaus in allen Einzelheiten überein. Es ist möglich, dass sie zu *laevigata venezuelensis* GONÇALVES gehören, die von El Valle, D.F., Venezuela beschrieben wurde (ich sah einige Arbeiter-Cotypen in der Sammlung der Escola Nacional de Agronomia). Männchen von der Typenlokalität (Santarem) lagen mir leider nicht vor.

*Atta (Epiatta) opaciceps* Borgmeier

Diese Form, die ich als Unterart von *bisphaerica* beschrieb, muss zur Kategorie einer selbständigen Art erhoben werden. Dieser Ansicht ist auch Herr GONÇALVES, der reiches Material aus Pernambuco (Tapera) und Ceará besitzt. Die Typen sind von Tapera. Ich erhielt die Art auch von Recife (Dr. L. LIMA CASTRO leg. 1937).

Herr Dr. GONÇALVES hatte die Freundlichkeit, mir zwei Männchen zum Studium zu leihen, welche er als zu dieser Art gehörig betrachtet, obschon sie nicht mit Arbeitern gefangen wurden. Eins derselben ist von Recife (Nr. 629, V. 1942) und das andere von Ceará (Nr. 763).

Als ich diese Männchen näher untersuchte, stellte ich mit Überraschung fest, dass die Form der Sagitten einen Übergang zwischen *laevigata* und *vollenweideri* darstellt. Die Seitenteile sind zwar von gleicher Bildung, aber der mittlere Teil ist apikal verlängert und ragt etwas über die Seitenteile hervor. Der nach innen umgeschlagene Teil der Seitenränder ist etwas schmaler als bei *laevigata* und am Innenrand sanft ausgebuchtet. Der Stipes ist distal stark verjüngt; der verschmälerte Teil ist etwa viermal so lang wie in der Mitte breit. Die Volsellen sind länger als der Stipes und der apikale fingerförmige Fortsatz ist gut entwickelt. Die Subgenitalplatte ist am Hinterrand leicht ausgebuchtet.

Clypeus mit zwei stumpfen Zähnen. Epinotum jederseits mit einem sehr kurzen Zahn. Okzipitaldornen deutlich.

Bei dem Exemplar von Ceará ist der umgeschlagene Teil der Seitenränder etwas schmaler als bei dem von Recife. Sonst stimmen beide in allen Merkmalen überein.

*Atta (Epiatta) vollenweideri* Forel

Ich konnte ein Männchen dieser Art aus der Sammlung der Escola Nacional de Agronomia untersuchen, das von Argentinien (Villa Maria, Córdoba) stammt und zusammen mit Arbeitern und Weibchen aus demselben Nest stammt (Nr. 120). Auf dieses Material bezieht sich auch GONÇALVES (1942). Ich besitze auch einige grosse Arbeiter von Rio Grande do Sul (Uruguaiana), die Herr GONÇALVES mir freundlichst überliess.

Als FOREL (1893) diese Form als Unterart von *sexdens* L. beschrieb, verwechselte er wahrscheinlich *sexdens* mit *colombica* Guér. (oder *cephalotes* L. ?) Denn drei Jahre spaeter (1896) bezieht er sich auf *sexdens* von Kolombien; es handelte sich aber um *colombica*, wie FOREL spaeter selbst angibt (1908, p. 348; 1912, p. 179). Hierauf ist zu achten bei der Lektuere der Originaldiagnose von *vollenweideri*. Ich weiss nicht, an welchem Ort VOLLENWEIDER das Material gesammelt hat, das FOREL fuer seine Beschreibung diente. FOREL gibt als Fundort nur "Argentinien" an.

SANTSCHI scheint eine falsche Auffassung von *vollenweideri* gehabt zu haben. Ich schliesse das aus Folgendem: Cotypen von *vollenweideri tristis*, die ich von SANTSCHI erhielt, gehoeren zweifellos zu *sexdens*; und von SANTSCHI als *polita saltensis* For. determinierte Exemplare gehoeren sicher zu *vollenweideri* (ich verglich sie mit einem Nesttyp von *saltensis* die ich von Bruch erhielt).

FOREL (1912) gab eine kurze Beschreibung des Maennchens von *vollenweideri* (Exemplar von Rosario de Santa Fé), die ich hier wiedergebe: "L. 15 mill. Valvules génitales moyennes comme chez *laevigata*. Les angles postérieurs de la tête ne sont pas prolongés en épine comme chez *laevigata* et *sexdens*, mais arrondis; par contre le bord postérieur a près d'eux une petite épine dont la base n'est pas large. Du rest semblable au mâle de *sexdens* et de *laevigata*, en particulier les ailes".

Waehrend FOREL 1912 (p. 179) *vollenweideri* zur selbstaendigen Art erhebt ("cette forme mérite de prendre le rang d'espèce"), macht er sie im folgenden Jahre (1913) zur Unterart von *laevigata* und behauptet, dass sie auch in Kolumbien vorkomme (zwischen Guaduas und Sensitiva). Er bezieht sich auch auf das Maennchen, das er wie folgt beschreibt: "La *vollenweideri* mâle a les ailes et la couleur semblables (a *laevigata*), mais elle n'a que 14 mill. de long et les ailes de 21 mill. Les stipes sont extrêmement étroits, plus encore que chez la *laevigata* et bordées tout le long d'un appendice membraneux, transparent, presque hyalin. Les volsella sont cachés".

GONÇALVES (1942) gab folgende Beschreibung der Genitalien des Maennchens von *vollenweideri*: "Expansões sagitais consideravelmente alargadas e com os processos laterais distintamente mais largos que o processo mediano da sagita".

Das Maennchen von Villa Maria, das ich studieren konnte, zeigt zwei stumpfe aber deutliche Zaehnchen am Clypeus, der in der Mitte ausgebuchtet ist. Die Dornen in den Hinterecken des Kopfes sind seitlich gerichtet und haben eine breite Basis. Epinotum jederseits mit einem kleinen Zahn. Hinterleib leicht glaenzend. Stipes auf der distalen Haelfte stark verschmaelert, mit einer behaarten Membran (Lacinia) am Unterrand. Volsellen kraeftig, auf der distalen Haelfte verbreitert und apikal mit einem kleinen aber gut entwickelten fingerfoermigen Fortsatz. Sagitten loeffelfoermig, zur Basis allmaehlich und stark verbreitert; die umgeschlagenen Seitenraender mehr oder weniger wie bei *laevigata*, aber der mittlere Teil der Sagitten ist breiter und

apikal etwas verlaengert (bei Dorsalansicht); bei Seitenansicht ist der mittlere Teil apikal nach oben gekruemmt und endet auf dem Niveau der seitlichen Erweiterungen. Subgenitalplatte am Hinterrand sehr wenig ausgebuchtet, fast gerade.

*Atta (Epiatta) vollenweideri saltensis* Forel

Diese Rasse wurde von FOREL als Unterart von *laevigata* beschrieben, und als solche wird sie auch von GONÇALVES betrachtet. Ich selbst folgte SANTSCHI (1929) und stellte sie (1939) als Unterart zu *polita* EMERY. Ein genaueres Studium des in meiner Sammlung befindlichen Materials (1 Nesttyp von Salta, von Bruch erhalten; und 4 Exemplare von Formosa, Nueva Pompeya, Zurflueh leg., SANTSCHI det. *polita saltensis*) ueberzeugte mich, dass *saltensis* zu *vollenweideri* gestellt werden muss. Wahrscheinlich gilt dasselbe auch von *lizeri* Sant. Die Typen von *saltensis* stammen von Salta (Bruch leg.); die Typen von *lizeri* von Sta. Cruz de la Sierra, Bolivien (also von Salta nicht weit entfernt). Wenn einmal reicheres Material von diesen Lokalitaeten vorliegt, wird man diese Fragen mit Sicherheit entscheiden koennen.

*Atta (Epiatta) capiguara* Gonçalves

Von dieser interessanten Art konnte ich zahlreiche Arbeiter von der Typenlokalitaet (Jacuí, S. P.) untersuchen (Pupo Nogueira leg. IV.1939). Vor kurzem sandte mir mein Freund AUTUORI auch reiches Material aller Kasten, das von Atibaia, São Paulo stammt (F. Lauriano leg. X.1946 und 17.X.1949).

Die Weibchen fallen sogleich durch die roetlich-braune Faerbung des Hinterleibs auf. Die Arbeiter haben eine gewisse Aehnlichkeit mit denen von *robusta* Borgm., sind aber kleiner und das Tegument des Kopfes ist weniger glatt, mehr punktiert.

Beim Maennchen sind die Clypealzahne rudimentaer. Die Dornen in den Hinterecken des Kopfes sind gut entwickelt. Epinotum unbehehrt. Stipes wie bei *vollenweideri*, distal stark verschmaelert (der verschmaelerte Teil ist etwa sechsmal laenger als in der Mitte breit). Lacinia breiter als das Distalende des Stipes. Volsellen kraeftig, distal abgerundet und verbreitert, apikal mit gut entwickeltem fingerfoermigen Fortsatz. Die Sagitten sind denen von *vollenweideri* aehnlich, sind aber laenger und basal weniger verbreitert; der umgeschlagene Teil der Seitenraender ist laenger und ist innen spitz ausgebuchtet; der mittlere Teil ist apikal staerker verlaengert und ragt ueber die umgeschlagenen Seitenteile weiter hinweg. Subgenitalplatte apikal sehr wenig konkav.

III. Subg. *Neoatta* Gonçalves

Typus: *Atta sexdens* L.

Bei dieser Untergattung sind die seitlichen Erweiterungen der Sagitten vertikal aufgerichtet und von der Seite gesehen mehr oder

weniger dreieckig; ihr Oberrand steigt zur Basis auf und der Basalrand faellt vertikal ab. Der bei *Epiatta* vorhandene umgeschlagene Teil des Seitenrandes beschaenkt sich bei dieser Untergattung auf eine kurze Strecke des Oberrandes in der Naehе des Apex und ist sehr schmal. Die Stipites sind zugespitzt. Die Volsellen sind distal nicht erweitert.

Ich beschaenke die Untergattung auf *sexdens* L. und ihre Unterarten, von denen vielleicht die eine oder andere spaeter als selbstaendige Arten anerkannt werden.

## SCHLUESSEL (♂)

- |   |                                     |
|---|-------------------------------------|
| 1. Oberrand der sagittalen Erweiterungen deutlich laenger als der vertikale Basalrand ..... | 2                                   |
| — Oberrand der sagittalen Erweiterungen nur wenig laenger als der vertikale Basalrand ..... | 3                                   |
| 2. Oberrand der sagittalen Erweiterungen 1.7 mm lang, wenig ausgebuchtet .....              | <i>sexdens</i> s. str.              |
| — Oberrand der sagittalen Erweiterungen 2 mm lang, deutlich ausgebuchtet .....              | <i>sexdens rubropilosa</i> For.     |
| 3. Scheitel der sagittalen Erweiterungen mehr oder weniger abgestutzt .....                 | <i>sexdens piriventris</i> Sant.    |
| — Scheitel der sagittalen Erweiterungen mehr oder weniger abgerundet .....                  | <i>sexdens autuorii</i> , n. subsp. |

*Atta* (*Neoatta*) *sexdens* L.

In meiner Sammlung befinden sich 8 Maennchen von Paramaribo (Lelydorp, Stahel & Geijskes leg. 6.XII.38), die alle aus demselben Nest stammen und zusammen mit Arbeitern und Weibchen gefangen wurden. Sie gehoeren zweifellos zur typischen Form dieser Art, weil, wie ich 1939 bewies, Surinam als Typenlokalitaet angesehen werden muss.

EMERY (1913) war der erste, der eine gute Beschreibung und Abbildung der Genitalien des Maennchens gab (nach einem Exemplar von Rio Grande do Sul, wahrscheinlich *sexdens piriventris*). GONÇALVES, dem Material von Paramaribo vorlag, gab weitere Einzelheiten.

Die Genitalien von *sexdens* unterscheiden sich von *Epiatta* hauptsächlich durch die Bildung der Sagitten, deren seitliche Erweiterungen vertikal aufgerichtet und stark chitinisiert sind; von der Seite gesehen sind sie mehr oder weniger dreieckig; der Basalrand faellt steil ab. In der Naehе des Apex ist der Rand auf eine kurze Strecke schmal nach innen umgeschlagen. Ventral bemerkt man in der Mitte einen weniger chitinisierten Laengsstreifen, der durch eine Mittelfurche in zwei Teile zerlegt wird; dieser fast membranoese Streifen ist ausdehnbar und erlaubt eine gewisse Bewegung der Seitenteile, dessen Oberraender zuweilen mehr einander genaehert, zuweilen mehr voneinander getrennt sind, was auf den Umriss im Profil einen gewissen Einfluss ausuebt. Wie man aus meinen Abbildungen ersieht, variiert die Form bei Individuen desselben Nestes. Der Oberrand

ist 1.7 mm lang und leicht konkav. Der verschmaelerte Teil des Stipes ist maessig lang (3-4 mal laenger als in der Mitte breit). Die Lacinia ist schmal. Die Volsellen sind nach innen gekruemmt und distal nicht verbreitert; der apikale Fortsatz ist kurz. Die Subgenitalplatte ist apikal deutlich konkav. Clypeus unbewehrt. Okzipitaldornen kurz, zahnfoermig. Epinotalzaehne verkuemmert.

Bei einem Maennchen vom Staate Amazonas (São Gabriel, Zikán leg.) sind die Oberraender der Sagitten laenger (2 mm) und staerker konkav. Auch bei 2 Maennchen vom Valle Urubamba, Peru (Weyrauch leg.) sind die Sagitten laenger (2 mm). Vielleicht handelt es sich um verschiedene Rassen.

*Atta (Neoatta) sexdens rubropilosa* Forel

Von dieser Unterart, deren Type von São Paulo (Ipiranga) stammt, konnte ich zahlreiche Maennchen aus den Staaten São Paulo und Rio de Janeiro untersuchen. Ich besitze auch ein Maennchen von Espirito Santo (S. Teresa, O. Conde leg.).

Die sagittalen Erweiterungen sind laenger (2,1 mm, Mittelwert von 8 Exemplaren) und tiefer ausgebuchtet als bei der typischen Form. Die Form der Umrisse variiert stark, zuweilen auf beiden Seiten desselben Individuums. Die Volsellen sind weniger gekruemmt und schmaeler als bei *sexdens* s. str. Stipes wie bei *sexdens* s. str. Subgenitalplatte apikal tief ausgebuchtet. Die Dornen der Hinterecken des Kopfes sind zu Zaehnchen reduziert. Clypeus unbewehrt. Epinotum mit kleinem Tuberkel jederseits.

Ein Maennchen von Poconé, Mato Grosso (Fr. CARLOS VALLETE leg.) hat staerker gekruemmte Volsellen und spitzere Stipites. Oberrand der sagittalen Erweiterung auf beiden Seiten verschieden (s. Abb.), 2 mm lang. Wahrscheinlich gehoert dieses Maennchen zu einer anderen Rasse. Man koennte an *sexdens fuscata* denken, die von Guarayos (Bolivien) beschrieben wurde, das westlich von Poconé gelegen ist.

*Atta (Neoatta) sexdens piriventris* Santschi

Diese Unterart wurde von GONÇALVES (1942) ziemlich klargestellt. Er bezieht sich auf Material von Argentinien (Corrientes) und Brasilien (S. Catarina und Rio Grande do Sul).

Ich besitze ein Maennchen und einen mittleren Arbeiter von Posadas (Misiones), die ich von Herr GONÇALVES erhielt. Ferner befinden sich die Typen von *lugens* Borgm. (Nova Teutonia, Bom Retiro) in meiner Sammlung, die als Synonym von *piriventris* zu gelten hat.

Das Maennchen von Posadas hat dunkelgefaerbte (fast schwarze) Sagitten; der Oberrand ist 1.76 mm lang, gerade, und geht in einer breiten Kurve in den Basalrand ueber. Die Volsellen sind gekruemmt und zugespitzt, weisen aber apikal keinen fingerfoernigen Fortsatz auf. Okzipitalzahn kurz. Clypeus und Epinotum unbewehrt. Pronotum am Unterrand seitlich mit einem Zahn.

Bei dem Exemplar von Nova Teutonia, auf das sich meine Abbildung bezieht, sind die Sagitten heller gefärbt (gelb) und der Vertex der seitlichen Erweiterungen ist abgestutzt. Die Volsellen weisen apikal einen deutlichen fingerförmigen Fortsatz auf. Der Okzipitalzahn ist kürzer.

Bei dem Exemplar von Bom Retiro (S. Cat.) ist der Oberrand der Sagitten weniger gerade. Der Okzipitaldorn ist sehr deutlich. Der apikale Fortsatz der Volsellen ist stumpf und kurz.

Nur an reicherm Material aus verschiedenen Gegenden könnte man die Variationsbreite dieser Charaktere feststellen.

Von Rio Grande do Sul besitze ich Arbeiter aus S. José do Maratá (P. Pius Buck leg.), die ich zu *piriventris* stelle. Ueber die Biologie von *piriventris* machten GONÇALVES (1945) und DAGUERRE (1945) Angaben.

*Atta (Neoatta) sexdens tristis* Santschi

Ich erhielt von SANTSCHI drei Cotypen (op. minor u. minima) dieser Form (Santa Fé, v. Steiger leg.), die vom Autor als Varietät von *vollenweideri* beschrieben wurde. Sie gehören aber sicher zu *sexdens*. Wie schon oben (bei *vollenweideri*) bemerkt, hatte SANTSCHI wahrscheinlich eine falsche Vorstellung von *vollenweideri*. Ich liess mich (1939) durch die Cotypen von *tristis* verleiten, *lugens* zu *vollenweideri* zu stellen. Ueber den taxonomischen Wert von *tristis* kann man erst urteilen, wenn reicheres Material (aller Kasten) oder die Typen (die grösseren Arbeiter) untersucht werden.

*Atta (Neoatta) sexdens autuorii*, n. subsp.

Diese Unterart steht *piriventris* Sant. sehr nahe, unterscheidet sich aber durch die geringere Grösse der grössten Arbeiter, durch die dunklere Färbung und die Genitalien des Männchens.

Groesster Arbeiter: Länge 11,5 mm, Breite des Kopfes 4 mm (bei *piriventris* 5 mm). Färbung bei einer Nestserie fast schwarz, aber die Okzipitallappen schokoladenfarbig; bei einer zweiten Nestserie schokoladenfarbig mit schwarzen Flecken auf Stirn und Thorax. Das Tegument ist matt. Kopf zuweilen mit 1-2 rudimentären Ozellen, deutlicher gerunzelt als bei *piriventris*; die Runzeln verlaufen unregelmässig longitudinal und fehlen nur am Okzipitaleinschnitt und am Hinterkopf; zwischen den Runzeln ist das Tegument fein und dicht punktiert. Die aufgerichteten Haare des Kopfes sind zerstreut und weniger zahlreich als bei *piriventris*; ausserdem ist eine spärlich halb-anliegende Pubeszenz vorhanden. Mandibeln mit 8 Zähnen. Clypeus mit 2 Zähnen. Okzipitaldornen lang, bei Dorsalansicht sichtbar. Okzipitallappen noch jederseits mit zwei kleinen Tuberkeln. Die vorderen Dornen des Mesothorax sind aufgerichtet, lang und divergierend; ihre Basis ist etwas verdickt; sie sind länger als die Epinotaldornen, die wenig divergieren und schräg nach oben und hinten gerichtet sind; hintere Mesothorakaldornen kurz und divergierend.

Epinotum auf der abschuessigen Flaeche mit Querrunzeln. Petiolus ohne Kiele und ohne Zaehne. Hinterleib 2,4 mm lang, matt, fein punktiert, mit zerstreuten haartragenden Punkten.

Bei den mittleren Arbeitern ist der Kopf rugoes, aber es fehlen die Querrunzeln am Epinotum. Bei den kleineren und kleinsten Arbeitern weist der Kopf keine Runzeln auf; die vorderen Dornen des Mesothorax sind zuweilen ein wenig nach vorn und zugleich seitlich gerichtet; der Gaster ist mehr oder weniger glaenzend.

Maennchen 15 mm lang, Fluegel 22 mm. Faerbung schwarz, Geissel und Tarsen rostfarben. Clypeus unbewehrt, in der Mitte konkav. Okzipitaldornen deutlich. Hinterkopf mit einigen Laengsrunzeln. Epinotum ohne Zaehne. Hinterleib leicht glaenzend. Stipes zugespitzt; der verschmaelerte distale Teil ist etwa viermal laenger als in der Mitte breit. Volsellen deutlich gekruemmt, apikaler Fortsatz kurz und stumpf. Oberrand der sagittalen Erweiterungen gerade, 1,76 mm lang; er geht in breiter Kurve in den Basalrand ueber; die beiden apikalen Fuenftel des Oberrandes sind in schmalem Streifen nach innen umgebogen.

Weibchen 23 mm lang, Fluegel 30 mm. Schwarz. Hinterleib am ersten Tergit und am Bauch glaenzend.

Typen in meiner Sammlung, von Atibaia, São Paulo, F. Lauriano leg. 7.X.1946 (alle Kasten) und AUTUORI & LEITE leg. 14.XI.1949 (alle Kasten).

#### IV. Subg. *Atta* s. str.

Typus: *Atta cephalotes* L.

Diese Untergattung ist hauptsaechlich charakterisiert durch die Bildung der Sagitten, die hochspezialisiert sind. Ventral bilden die beiden Haelften eine schiffartige Kapsel mit konvexem Kiel, der zwei Laengsreihen von saegeartigen Zaehnchen aufweist, die nach vorn (kopfwaerts) gerichtet sind. Die seitlichen Erweiterungen bestehen aus einem Laengskiel, der basal in einen Dorn auslaeuft, und ferner aus einem gekruemmten Haken, der apikal einige Zaehnchen aufweist. Der Stipes ist schuppenfoermig und an den Seiten hinten abgestutzt; an der abgestutzten Stelle traegt er die behaarte Lacinia. Die Volsellen sind mehr oder weniger parallel und leicht nach unten gekruemmt; distal sind dieselben nicht erweitert. Die Subgenitalplatte ist am Hinterrand ausgebuchtet.

Die Arbeiter weisen ebenfalls gute Unterscheidungsmerkmale auf (S. GONÇALVES, 1942; SANTSCHI, 1929) und lassen sich von denen der bisher behandelten Untergattungen leicht trennen.

#### SCHLUESSEL DER ARTEN (♂) (Nach Gonçalves)

1. Seitenhaken der Sagitten stark zurueckgebogen. Volsellen duenn  
*cephalotes* L. s. str.
- Seitenhaken der Sagitten nicht so stark zurueckgebogen. Volsellen  
 breiter ..... *colombica* Guér.; *cephalotes isthmicola* WEBER



*Atta* (s. str.) *cephalotes* L.

Wie ich in einer fruheren Arbeit (1939) gezeigt habe, muss Surinam als Typenlokalitaet dieser Art gelten. So haben wir eine sichere Basis fuer die Unterscheidung der Rassen, ueber deren taxonomischen Wert man erst urteilen kann, wenn ein genaues vergleichendes Studium aller Kasten, incl. der Maennchen, gemacht ist. Ausser den Genitalien ist auch die Kopfform zu beruecksichtigen, welche bei den mir vorliegenden Exemplaren erhebliche Unterschiede aufweist. Ich konnte vier Unterarten unterscheiden, die ich als subsp. *a-d* bezeichne; wahrscheinlich gehoeren einige davon zu bereits beschriebenen Rassen (*opaca* For., *isthmicola* WEBER, *erecta* Sant., *integrator* For.).

Geographische Verbreitung (incl. der Unterarten): Surinam, Britisch Guiana, Brasilien (Pará, Pernambuco, Bahia), Venezuela, Columbien, Ecuador, Nord-Bolivien (WEBER, 1938), Costa Rica, Sued-Mexiko.

## SCHLUESSEL DER UNTERARTEN (♂)

- |  |                           |
|--|---------------------------|
| 1. Lacinia apikal gerade oder schraeg abgestutzt .....                                 | 2                         |
| — Lacinia apikal zugespitzt, dreieckig (Ecuador) .....                                 | subsp. <i>d</i>           |
| 2. Lacinia apikal gerade abgestutzt .....  | <i>cephalotes</i> s. str. |
| — Lacinia an der apikalen Abstutzung etwas ausgebuchtet .....                          | 3                         |
| 3. Kopfseiten hinter den Augen nicht eingedrueckt; Volsellen dicker (Costa Rica) ..... | subsp. <i>a</i>           |
| — Kopfseiten hinter den Augen eingedrueckt; Volsellen duenner .....                    | 4                         |
| 4. Eindruck hinter den Augen flach und innen ohne Kiel (Trinidad) .....                | subsp. <i>b</i>           |
| — Eindruck hinter den Augen tief und innen mit Kiel (Bahia) .....                      | subsp. <i>c</i>           |

*Atta cephalotes* s. str.

Ein Maennchen von Paramaribo, Lelydorp, Surinam, Stahel & Geijskes leg. April 1938, zusammen mit Arbeitern und Weibchen.

Kopf hinter den Augen verbreitert, ohne Eindruck. Okzipitalzahn kurz. Augen stark konvex, in der Naehة des Innenrandes ein Laengskiel. Clypeus in der Mitte und an den Seiten ausgebuchtet, in der Naene des Vorderrandes mit einigen grossen haartragenden Punkten.

Der Stipes ist an den Seiten abgestutzt. An dieser Stelle ragt die Lacinia hervor in Form eines breiten, schwach chitinierten, behaarten Lappens, der apikal gerade abgestutzt ist und dessen Oberrand in breitem Bogen in den Apikalrand uebergeht. Die Volsellen sind fast parallel, duenn, im ganzen leicht nach unten gebogen; der Apex ist schraeg abgestutzt und zugespitzt. Die sagittalen Erweiterungen zeigen jederseits einen aufrechten geschaerften Kiel, der bis zur Basis geht, apikal wenig und basal staerker divergierend und basal in einen Dorn auslaufend; seitlich aussen davon befindet sich ein gekruemmter Haken, der an seinem Ende mit winzigen scharfen Zaehnchen besetzt ist. Auf der Ventralseite zeigen die Sagitten in der Mittellinie zwei dicht nebeneinander liegende Kiele, die im Profil konvex sind und

saegartig gezaehnt sind (die Zaehne sind kopfwaerts gerichtet); diese beiden Kiele sind durch eine Furche getrennt, die sich apikal erweitert und das Foramen bildet; oberhalb des Foramen befindet sich jederseits ein breiter, platter, dreieckiger Zahn. Subgenitalplatte apikal mit 2 spitzen Zaehnen; dazwischen tief ausgebuchtet.

*Atta cephalotes* subsp. *a* (♂)

Drei Maennchen von Costa Rica, Santa Maria, Guaranacaste, A. Alfaro leg. 30.V.1932. Ein Maennchen von Costa Rica, Hamburgfarm, F. Nevermann leg. In meiner Sammlung.

Kopf mehr oder weniger wie bei der typischen Form, hinter den Augen nicht eingedrueckt.

Die Genitalien dieser Unterart wurden bereits von EMERY (1913) beschrieben und abgebildet. Seine Fig. 8 in Dorsalansicht ist ausserordentlich exakt; seine Abbildung im Profil zeigt die Lacinia dreieckig, weil je nach Haltung des Tieres die untere Apikalecke verdeckt wird oder nicht; die Dorsalansicht zeigt den Vorderrand deutlich ausgebuchtet; der Oberrand bildet mit dem Apikalrand einen spitzen Winkel. Der seitliche Sagittalhaken ist dicker und kuerzer und seine Basis (der Abstand von der inneren Kurve bis zum Apex des Seitenkiels) ist breiter als bei der typischen Art. Die Volsellen sind breiter und staerker gekruemmt, und weisen einen Seitenkiel auf, der auf der Basalhaelfte hoeher und geschaerft ist, sodass die Oberseite tief ausgehoeht ist und eine Laengsgrube bildet. Subgenitalplatte wie bei *cephalotes* s. str.

Vielleicht das Maennchen von *cephalotes erecta* Sant. oder *isthmicola* WEBER.

*Atta cephalotes* subsp. *b* (♂)

Ein Maennchen von Trinidad, Nariva Swamp, N. A. WEBER leg. 25.VI.1935 (Nr. 215).

Der Kopf unterscheidet sich von *cephalotes* s. str. und subsp. *a* hauptsaechlich durch den flachen Eindruck hinter den Augen; dieser Eindruck reicht bis zu den Hinterecken, ist aber innen nicht durch einen Kiel begrenzt.

Die Genitalien sind denen der typischen Form sehr aehnlich. Die Lacinia ist apikal abgestutzt und etwas ausgebuchtet, und der Oberrand geht in breiter Kurve in den Apikalrand ueber. Die Volsellen sind auf der distalen Haelfte etwas verbreitert und der Seitenkiel ist etwas besser entwickelt als bei der typischen Form, aber nicht so stark wie bei subsp. *a*. Die Sagittalhaken sind wie subsp. *a* geformt; ihre Basis ist breit.

*Atta cephalotes* subsp. *c* (♂)

Ein Maennchen von Bahia, Oricó, Fazenda Progresso, A. SILVA SOBRINHO leg. 24.II.1924. (In der Sammlung der Escola Nacional de Agronomia).

Der Kopf ist hinten verschmälert (der linke Seitenrand ist hinter den Augen deformiert) und hinter den Augen bis zu den Hinterecken deutlich eingedrueckt; der Innenrand des Eindrucks bildet einen Kiel. Okzipitalzaehne rudimentaer.

Sagittalhaken wie bei subsp. *a*, mit breiter Basis. Basale Enddornen der Seitenkiele kuerzer und spitzer. Volsellen duenn, mehr oder weniger wie bei der typischen Form. Die Lacinia ist abgestutzt, aber der Apikalrand ist schmal ausgebuchtet.

*Atta cephalotes* subsp. *d* (♂)

Ein Maennchen von Ecuador, Balzabamba, F. CAMPOS leg. (In der Sammlung der Escola Nacional de Agronomia, Nr. 9135; als *cephalotes opaca* For. determiniert).

Kopf geschwaerzt, hinter den Augen etwas eingeschnuert und darauf konvex erweitert. Okzipitaldornen deutlich. Hinter den Augen ein tiefer Eindruck, der bis zu dem Hinterecken reicht und innen von einem Kiel begrenzt wird. Thorax mit drei schwarzen Laengsstreifen: einem in der Mitte, der am Pronotum beginnt und ungefaehr bis zur Mitte reicht; und je einem seitlich ueber den Parapsidalfurchen. (Vgl. die Diskussion bei *opaca* For).

Die Lacinia weicht von allen andern Formen durch ihre dreieckige Gestalt ab; sie ist apikal zugespitzt. Die Volsellen sind denen der subsp. *a* sehr aehnlich, aber weniger breit und der seitliche Kiel ist schwaecher und basal nicht geschaerft. Die Sagittalhaken sind wie bei der subsp. *a* geformt, also kuerzer als bei der typischen Form.

Ich sah auch Arbeiter (max. und med.) sowie ein Weibchen aus demselben Nest, aus dem das obige Maennchen stammt. Sie waren alle als *opaca* For. determiniert. Ich habe aber Zweifel wegen der rotgelben Faerbung der Arbeiter.

ANMERKUNG — Das Manuskript dieser Arbeit war bereits abgeschlossen, als ich noch 2 Maennchen von *cephalotes* aus Bolivien erhielt (Región de Chaparé, 400 m, Zischka leg. 15.I.49 und 15.II.49). Die Exemplare stammen sicher nicht aus demselben Nest, da sie im Abstand von einem Monat gefangen wurden. Sie naehern sich der typischen Form durch die Form des Kopfes (ohne Eindruck hinter den Augen) und die langen Sagittalhaken. Aber die Volsellen sind kraeftiger und die Seitenkiele sind besser entwickelt. Merkwuerdig ist, dass bei einem Exemplar (15.II.49) die Lacinien dreieckig sind (mehr oder weniger wie bei subsp. *d*, aber der Apex ist stumpfer); bei dem andern Exemplar (15.I.49) sind sie apikal mit sahr schwacher Konkavitaet (mehr oder weniger wie bei subsp. *b*). Es ist moeglich, dass beide Exemplare zu einer Unterart gehoeren. Ich halte es aber fuer wahrscheinlicher, dass sie 2 Formen darstellen, weil die Lacinien so sehr von einander abweichen.

Sicherheit ueber die Variationsbreite der Lacinia kann man arst erhalten, wenn Nestserien vorliegen.

Der Chaparé-Fluss duerfte der suedlichste Punkt sein, wo bisher *cephalotes* angetroffen wurde. WEBER (1938, p. 205) erwaeht sie von Huachi Beni, Ivon Beni und Tumapasa (Nordbolivien, Dr. W. M. MANN leg.) und bemerkt: "Pending a revision of this variable species, they are listed under the typical form".

*Atta* (s. str.) *cephalotes opaca* Forel

Der Typus dieser Unterart, die vielleicht als selbstaendige Art anzusehen ist, stammt von Kolumbien, San Antonio (FOREL leg.) Die Originalbeschreibung lautet (FOREL, 1904, p. 31): "Var. *opaca* n. var. Le derrière de la tête est mat, et les touffes de poils du vertex sont plus denses et plus couchées. Quoique fort apparente, cette variété est insignifiante et très peu constante. Je l'ai récoltée à côté de la forme typique à St. Antonio, en Colombie".

GONÇALVES gibt folgende Beschreibung (1942, p. 338, 345): "Área superior da cabeça da operária máxima entre os pêlos frontais e os espinhos occipitais fosca ou pouco brilhante, devido a uma pontuação densa e profunda; tufo de pêlos frontais muito pilosos, extendendo-se até pouco acima do vértex. Cabeça da operária máxima muito grande, maior que na espécie típica, vista de perfil, tão espessa quanto alta; sulco occipital visível de cima até a fronte, que se projeta em duas bossas salientes; espinhos mesonotais anteriores tuberculiformes, terminando bruscamente em espinho aguçado, espinhos epinotais cônicos, um tanto alongados, dirigidos para trás e um pouco para cima." "A operária máxima atinge 13 mm. de comprimento, a cabeça mede 3,5 mm. de espessura da fronte ao occiput e apresenta duas saliências ou bossas frontais bem visíveis de cima, que fazem parte dos lobos cefálicos; nisto difere bastante das outras sub-espécies e da espécie típica. É de cor parda escura em todo o corpo. As operárias médias com 7 mm. de comprimento têm o tórax todo brilhante, a cabeça brilhante dos lados e na faixa mediana frontal e o gáster um tanto brilhante dos lados. A menor de 4,5 mm. e menores, têm o gáster todo brilhante".

Ich beziehe auf diese Unterart Arbeiter von Kolumbien, Sasaima, Apolinar Maria leg. 1921 (der groesste hat 6,2 mm Kopfbreite); ferner 1 Weibchen von Kolumbien, Muzo, Apolinar Maria leg. IV.1917; ausserdem Arbeiter von Peru, Satipo. Dr. WEYRAUCH leg. 3.8.40.

ANMERKUNG — Ich besitze 1 Arbeiter max. von Kolumbien, Ibagué (von WASMANN erhalten; FOREL dedit), der durch geringere Groesse (Laenge 11 mm, Kopfbreite 5 mm) und durch die helle rostgelbe Faerbung abweicht. Der Kopf ist matt, nur an den Seiten glaenzend. — Mit dem Arbeiter von Ibagué stimmt fast genau ueberein 1 Arb. max. von Ecuador, Balzabamba. F. CAMPOS leg. Dazu gehoert 1 Arb. média, 1 Weibchen und das oben beschriebene Maennchen (subsp. d). Bei den Arbeitern ist der Hinterleib gebraeunt. Das Weibchen ist schwarzbraun. Das Material befindet sich in der Escola Nacional de Agricultura (Nr. 9135) und war als *opaca* For. determiniert. Es ist moeglich, dass es sich um eine neue Unterart handelt. Diese Frage kann erst entschieden werden, wenn das Maennchen der typischen *opaca* genau studiert ist.

*Atta* (s. str.) *cephalotes integrrior* Forel

Die Typen stammen von Brasilien, Pará (Goeldi leg.). Die Originalbeschreibung lautet (FOREL, 1904): "Var. *integrrior* n. var. La tête n'est que très faiblement échancrée derrière et n'est pas divisée en deux hémisphères, car il n'y a pas de sillon occipital se continuant jusqu'aux ocelles comme chez la forme typique et la précédente (*opaca*). Ce caractère se retrouve chez les ouvrières moyennes et petites qui n'ont pas de sillon distinct derrière les ocelles. L'occiput des ouvrières maxima est très luisant et lisse et a un curieux aspect. La touffe de poil du vertex est très faible. L'occiput n'a pas d'épine, à peine parfois un faible tubercle. Les tubercules antérieurs supérieurs du pronotum (sic!) sont plus courts".

Diese Unterart scheint mir sehr zweifelhaft. Die Beschreibung passt bis auf geringe Einzelheiten genau auf die typischen Exemplare von Paramaribo. FOREL verstand unter "forme typique" wahrscheinlich etwas anderes als wir heute darunter verstehen.

*Atta* (s. str.) *colombica* Guérin

Zu dieser Art rechne ich 2 mittlere Arbeiter von Santa Marta, Kolumbien, Dr. SANTSCHI leg. 1896; ferner 14 mittlere und kleine Arbeiter von Kolumbien, Villavicencio, Rio Gualanday, Apolinar Maria leg. XII.1928. Leider besitze ich keine grossen Arbeiter und auch keine Maennchen. EMERY (1913) erwahnt die Art von Bolivien und Costa Rica, und FOREL (1912) von Panama und Kolumbien. Bei den grossten Arbeitern sollen nach SANTSCHI (1929) die Haarbueschel auf der Stirn fehlen.

Die Art muss neu beschrieben werden. FOREL (1913) macht einige Angaben ueber die Arbeiter; der groesste soll 13 mm Laenge haben und der Kopf soll 4,2 mm breit sein. Seine Beschreibung des Maennchens ist ungenuegend. Sie lautet (1913, p. 239): "Le mâle de la *columbica* a la couleur de la *cephalotes*; il est long de 18 a 19 mill. avec les ailes de 26 mill., colorées comme chez la *cephalotes*, mais un peu plus foncées. Il est plus large que celui de la *laevigata*. Les valvules génitales extérieures (*stipes*) sont bien analogues à celles de la *cephalotes*, mais les moyennes (*volSELLA*) sont bien plus larges".

*Atta* (s. str.) *lutea* Forel

Auch diese Art muss neu beschrieben werden. Der Typus stammt von Barbados. SANTSCHI erwahnt die Art von Trinidad. In der Originalbeschreibung vergleicht FOREL die Art mit *sexdens* und *colombica*. Unter *sexdens* verstand er wohl das, was wir heute *cephalotes* nennen.

Ich rechne zu dieser Art 8 kleine und kleinste Arbeiter von Trinidad, N. A. WEBER leg. 20. XII. 1934 (Nr. 33). Die Tiere waren als *cephalotes* L. bestimmt und sind in der Literatur erwahnt (WEBER 1945, p. 73). Das Tegument ist absolut glatt und glaenzend. Die Faerbung ist gelb.

V. Subg. *Archeatta* Gonçalves

Typus: *Atta mexicana* Fred. Smith.

Bei dieser Untergattung, die drei Arten umfasst (*insularis* Guér., *mexicana* Smith, *texana* Buckley), stellt der männliche Genitalapparat eine sekundär vereinfachte Form der Genitalien von *cephalotes* dar. Es fehlen die seitlichen Kiele und Haken. Der Mittelteil ist von ähnlicher Bildung; die beiden gezähnten Mittelkiele auf der Ventralseite sind auch hier vorhanden; die beiden Seitenlappen sind wahrscheinlich den dreieckigen platten Zähnen homolog, die bei *cephalotes* über dem Foramen liegen, wie schon EMERY (1913) gesehen hat. EMERY (1913) fasste die drei Arten als Untergruppe der "Gruppe *cephalotes*" auf; später (1923) spricht er von der "Gruppe *insularis*". Ich folge GONÇALVES, der die "Gruppe" als Untergattung ansieht.

Die Arten dieser Untergattung unterscheiden sich von allen anderen der Gattung durch ihre geringe Grösse. Es sind Zwergformen. Das legt den Gedanken nahe, dass sie insularen Ursprungs sind, denn es ist bekannt, dass die Inselfaunen häufig Zwergformen aufweisen, die wohl durch Isolierung und Inzucht entstanden sind. *A. insularis* ist auf Cuba heimisch; wahrscheinlich stammen *mexicana* und *texana* direkt von ihr ab.

Für die Unterscheidung der Arten sind die Sagitten von geringem Nutzen. Aber Stipites und Volsellen weisen gute Unterscheidungsmerkmale auf, wie GONÇALVES bereits herausgefunden hat.

## SCHLUESSEL DER ARTEN (♂)

- |  |                        |
|--|------------------------|
| 1. Dorsale Innenraender der Stipites nicht ausgebuchtet, gerade .. |                        |
| — Dorsale Innenraender der Stipites ausgebuchtet ..                | 2                      |
| 2. Aussenrand der apikalen Erweiterung der Volsellen kielförmig    |                        |
| erhöht ..  | <i>texana</i> Buckley  |
| — Aussenrand der apikalen Erweiterung der Volsellen nicht erhöht   | <i>insularis</i> Guér. |

*Atta (Archeatta) insularis* Guérin

Von dieser Art besitze ich einige Arbeiter und zahlreiche Weibchen von Habana, Cuba (Dr. HOFFMANN leg. 10.XII.36); ferner 1 Arbeiter von Aspiro-Rangel, Cuba (P. de Rio, XII.33). Durch die Freundlichkeit des Herrn GONÇALVES konnte ich den Genitalapparat eines Männchens seiner Sammlung untersuchen (Nr. 69, Santiago de las Vegas, Cuba, S. C. Bruner leg.).

Die Sagitten (vgl. die Beschreibung der Untergattung) sind mehr oder weniger wie bei den anderen beiden Arten gebildet. Das Foramen ist länglich oval und an den Seitenrändern ohne Vorsprung. Der Stipes ist schuppenförmig; bei Dorsalansicht konvergieren die Enden zur Mitte und die Innenränder sind konkav. Die Volsellen sind am Apex ausgehöhlt und nach unten erweitert; die Ränder dieser Er-

weiterung sind duenn und der Aussenrand ist nicht kielfoermig nach hinten verlaengert; ventral laeuft der Innenrand in einen spitzen Zahn aus.

*Atta (Archeatta) mexicana* Fred. Smith

Ich besitze 2 Arbeiter von Mexiko, Cuernavaca (Wheeler leg.) und drei Maennchen von Mexiko, D.F. (Dr. A. DAMPF leg.).

Der Genitalapparat ist dem von *insularis* sehr aehnlich. Aber die Innenraender der Stipites sind gerade; die Volsellen sind duenner und apikal weniger verbreitert.

*Atta (Archeatta) texana* Buckley

Ich besitze einige Arbeiter von Obertin, La. (R. Moore leg.) Durch die Freundlichkeit von Herr GONÇALVES konnte ich die Genitalien eines Maennchen von Texas untersuchen (Nr. 72, M. R. SMITH leg. et det.).

Die Stipites sind wie bei *insularis* gebildet; die Innenraender sind konkav; die konvergierenden Enden scheinen etwas mehr abgerundet. Der Aussenrand der apikalen Erweiterung der Volsellen ist kielfoermig erhoecht und nach hinten verlaengert.

#### PHYLOGENETISCHE BETRACHTUNGEN

Um eine richtige Vorstellung von der Entstehung und Entwicklungsgeschichte einer Gattung zu bekommen, ist es notwenidg, festzustellen, wo das Irradiationszentrum derselben liegt. Denn die Morphologie allein lehrt keine Geschichte, weil "Prozesse und Systematik, Werden und Sein sich nicht zur Deckung bringen lassen" (SCHAXEL, 1922, p. 42). Nehmen wir aber die zoogeographischen Tatsachen zu Hilfe, so kann es moeglich sein, einen gewissen Einblick in den Werdgang einer Gattung zu erhalten.

Das Irradiationszentrum einer Gattung liegt aber gewoehnlich dort, wo sie durch die groessere Artenzahl repraesentiert ist (JACOBI, 1919, p. 42). So liegt das Irradiationszentrum der Gattung *Macromischa* Rog. zweifellos in Cuba, wo die meisten Arten leben. Von Zentral-Amerika sind erst wenige Arten bekannt geworden, und erst vor kurzem konnte ich die erste suedamerikanische Art vom Amazonasgebiet beschreiben (*Macromischa brasiliensis*; erscheint in den Arq. do Museu Nacional, Rio de Janeiro).

Bei *Atta* liegen die Verhaeltnisse umgekehrt. Obschon ueber den Ursprung der pilzzuechtenden *Attini* die Ansichten der Forscher geteilt sind (vgl. EMERY, 1923, p. 331), so kann doch fuer die Gattung *Atta* die suedamerikanische Herkunft als sicher gelten. Nun ist bekannt, dass der suedamerikanische Kontinent vom unteren Eozoen bis zum unteren Pliozoen voellig abgeschlossen war. Erst nach dieser Zeit wurde

der Isthmus von Panama wieder hergestellt und es konnte ein Austausch der Faunen zwischen Sued und Nordamerika erfolgen. Damals wird *Atta cephalotes* wahrscheinlich ueber Zentral-Amerika nach Sued-Mexiko eingewandert sein. *Atta insularis* aber ist eine typische Insularform, die als direkter Abkoemmeling von *cephalotes* angesehen werden muss. Die Einwanderung von *cephalotes* in Cuba erfolgte viel frueher zu der Zeit, als Westindien noch mit Suedamerika zusammenhing und Cuba den groessten Teil seiner eigentlichen Landtiere vom Guyana-Gebiet erhielt (Vgl. ARLDT, 1922, p. 117-118). Nach der Isolierung Cubas bildete sich *insularis* als Zwergform aus. Es ist ja bekannt, dass viele Inselformen durch ihre relative Kleinheit auffallen (javanischer Inselftiger, japanischer Baer, diluviale Zwergelofanten von Malta; vgl. DIENER, 1920, p. 115). KARNY fuehrt den Zwergwuchs auf Isolation und die schaedlichen Einfluesse der Inzucht zurueck (KARNY, 1925, p. 447). Von *insularis* sind *mexicana* und *texana* direkt ableitbar, solass man eine fruehere Landverbindung zwischen Cuba und Mexiko fordern muss. Wie das Studium der maennlichen Genitalien zeigt, sind alle drei Arten keine primitiv einfachen, sondern sekundaer vereinfachte Typen. Es war deshalb verfehlt, *Atta mexicana* zur Urform (*Archatta*) der anderen Arten zu machen, wie GONÇALVES es tat (1942, p. 334).

Das fuehrt uns zu der Frage, welches die primitiven Merkmale von *Atta* und welches die spezialisierten sind. Es ist ja ein allgemeines Gesetz stammesgeschichtlicher Forschung, dass "eine spezialisierte Form niemals den Stammtypus fuer eine solche mit primitiven Merkmalen abgeben kann" (DIENER, 1920, p. 41). Welches sind nun die Zeichen hoeherer Spezialisierung? HANDLIRSCH sagt (1921, zitiert bei KARNY, p. 303): "Die Beantwortung dieser Frage gehoert wohl zu den allerschwierigsten Aufgaben phylogenetischer Forschung, denn es gibt hier keine allgemein gueltige Regel. Die Entscheidung muss von Fall zu Fall selbstaendig und nach sorgfaeltiger Erwaegung aller in Betracht kommenden Umstaende erfolgen, erfordert vor allem grosse Erfahrung, ausgebreitete Formenkenntnis und vorhergegangene ehrliche systematische Aufarbeitung des betreffenden Materials".

Ueberblicken wir noch einmal die morphologischen Tatsachen, wie sie sich aus dem Vergleich der maennlichen Genitalien von *Atta* ergeben. Wenn man die Sagitten aller Arten vergleicht, gelangt man unschwer zu der Ueberzeugung, dass *Palaeatta* den einfachsten Typ darstellt. Die seitlichen Anhaenge fehlen vollstaendig und der mittlere Teil ist von ganz einfachem Bau. Die sagittalen Erweiterungen, die man bei *Epiatta* beobachtet, sind vielleicht den fingerfoermigen Anhaengen am Apex von *Palaeatta* homolog. Die Arten von *Epiatta* (von *robusta* Borgm. bis *capiguara* GONÇALVES) bilden eine wunderschoeene orthogenetische Anpassungsreihe, die in *Neoatta* ihren Hoehepunkt erreicht. Die drei genannten Untergattungen (*Palaeatta*, *Epiatta*, *Neoatta*) bilden die Glieder einer natuerlichen Gruppe, deren Entstehungszentrum in Zentral-Brasilien zu suchen ist.



Der Genitalapparat von *Atta* s. str. ist ganz verschieden gebaut und hochspezialisiert. Der mittlere Teil ist ventral schiffoermig und in der Mittellinie gezaehnt; die Seitenteile mit dem aufrechtem Kiel und dem gekruemmten Haken sind sehr kompliziert. Es ist deshalb kaum moeglich, *Atta* s. str. direkt von der ersten Gruppe abzuleiten. Entweder fehlen da Mittelglieder, oder wir muessen an einen biphyletischen Ursprung der heutigen Gattung *Atta* denken. Auf alle Faelle muessen wir das Entstehungszentrum von *Atta* s. str. noerdlich vom Amazonas im sogenannten Guyana-Gebiet suchen. Dieses Gebiet war waehrend des Tertiaers vom brasilianischen Gebiet durch das Meer getrennt, welches bis zum Huallaga in Peru reichte (ARLDT, p. 447).

Die Ableitung von *Archeatta* bereitet keine Schwierigkeiten. Die Sagitten stellen einen degenerierten oder sekundaer vereinfachten *cephalotes*-Typ dar, bei dem die seitlichen Anhaenge weggefallen sind. Die Volsellen zeigen allerdings am Apex spezialisierte Anpassungen auf, die bei *cephalotes* fehlen.

Man koennte versucht sein, die oben erwaehte Anpassungsreihe von *Epiatta* als Stammreihe zu deuten. Das waere aber verfehlt. Mit Recht sagt DIENER (1920, p. 60): "Um die letztere festzustellen, genuegt der Nachweis der stufenweisen Veraenderungen eines einzelnen Organs nicht, es muss vielmehr die Veraenderung einer moeglichst grossen Anzahl von Organen an den in Betracht kommenden Formen verfolgt werden".

Hoffentlich gelingt es spaeteren Forschungen, Formen zu Tage zu foerdern, welche ueber die Entstehung des raetselhaften *cephalotes*-Typ einiges Licht verbreiten. Erstweilen steht der Komplex *Atta* s. str. — *Archeatta*, was die Bildung der maennlichen Genitalien angeht, so isoliert da, dass man sogar an eine generische Trennung von den uebrigen Untergattungen denken koennte.

#### BIBLIOGRAPHIE

- AGASSIZ, L.  
1857. Essay on Classification. In: Contr. to the Nat. Hist. United States, Boston.
- ARLDT, T.  
1907. Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Leipzig, W. Engelmann. 730 pp., 17 Fig., 23 Pls.
- AUTUORI, M.  
1941. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.) (I). Arq. Inst. Biol. São Paulo, 12: 197-228, 4 Fig., 4 Pls.
- AUTUORI, M.  
1942. Contribuição para o conhecimento da saúva (*Atta* spp.) (II-III). Arq. Inst. Biol. São Paulo, 13 : 67-86, 1 Fig., 11 Pls.; 137-148, 2 Fig., 1 Pl.
- BORGMEIER, T.  
1939. Nova contribuição para o conhecimento das formigas neotropicais. Rev. de Ent., Rio de Janeiro, 10 : 403-428, 19 Figs.

CLAUSEN, R.

1938. Untersuchungen ueber den maennlichen Copulationsapparat der Ameisen, speziell der Formicinae. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bern, 17 : 233-346, 52 Figs.

CREIGHTON, W. S.

1938. On Formicid nomenclature. J. N. York Ent. Soc. 46 : 1-9.

DAGUERRE, J. B.

1945. Hormigas del género *Atta* Fabricius de la Argentina. Rev. Soc. Ent. Arg., Buenos Aires, 12 : 438-460, 3 Fig., 4 Pl., 1 Mapa.

DIENER, K.

1920. Palaeontologie und Abstammungslehre. Leipzig Walter de Gruyter, 137 pp., 9 Fig.

EIDMANN, H.

1935. Zur Kenntnis der Blattschneiderameise *Atta sexdens* L., insbesondere ihrer Oekologie. Zs. angew. Ent., Berlin, 22 : 185-241, 385-436, 45 Fig., 5 Tab.

EMERY, C.

1877. Saggio di un ordinamento naturale dei Mirmicidei e considerazioni sulla filogenesi delle formiche. Bull. Soc. Ent. Ital. 9, 17 pp., 1 Pl.

EMERY, C.

1913. Etudes sur les Myrmicinae. Ann. Soc. Ent. Belg., 57 : 250-262, 12 Fig.

EMERY, C.

- 1921-23. Subf. Myrmicinae. In: Gen. Ins., Fasc. 174 a-c, 397 pp., 7 Pl.

FOREL, A.

1885. Etudes myrmécologiques en 1884. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 20 : 316-380, 1 Pl.

FOREL, A.

1893. Note sur les Attini. Ann. Soc. Ent. Belg. 37 : 586-607.

FOREL, A.

1896. Zur Fauna und Lebensweise der Ameisen im columbischen Urwald. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 9 : 401-411.

FOREL, A.

1904. Miscellanea myrmécologiques. Rev. Suisse Zool. 12 : 1-52.

FOREL, A.

1908. Ameisen aus São Paulo (Brasilien), Paraguay, etc. Verh. Zool. bot. Ges. Wien, 58 : 340-418, 2 Fig.

FOREL, A.

1912. Formicides néotropiques. Part. II. Mém. Soc. Ent. Belgique, 19 : 179-209.

FOREL, A.

1913. Fourmis d'Argentine, du Brésil, du Guatemala et de Cuba. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 49 : 203-250.

GALLARDO, A.

1916. Notes systématiques et éthologiques sur les fourmis Attines de la République Argentine. An. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires, 28 : 317-344, 3 Fig.

GONÇALVES, C. R.

1942. Contribuição para o conhecimento do gênero *Atta* Fabr., das formigas saúvas. Bol. Soc. Bras. Agronomia. Rio de Janeiro, 5 : 333-358, 3 Pl.

GONÇALVES, C. R.

1944. Descrição de uma nova saúva brasileira. Rev. Bras. Biol. 233-238, 6 Fig.

GONÇALVES, C. R.

1945. Saúvas do Sul e Centro do Brasil. Biol. Fitossanitário, Rio de Janeiro, 2 : 183-218, 28 Fig.

JACOBI, A.

1919. Tiergeographie. Berlin & Leipzig, W. de Gruyter, 153 pp.

KARNY, H. H.

1925. Die Methoden der phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Forschung. In: Abderhalden, Handb. biol. Arbeitsmeth., Lief. 177, pp. 211-500, 51 Fig.

SANTSCHI, F.

1919. Nouveaux Formicides de la République Argentine. An. Soc. Ci. Arg., Buenos Aires, 87 : 37-57, 6 Fig.

SANTSCHI, F.

1922. Myrmicines, dolichodérines et autres formicides néotropiques. Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat. 54 : 345-387, 2 Fig.

SANTSCHI, F.

1929. Nouvelles fourmis de la République Argentine et du Brésil. An. Soc. Ci. Arg., Buenos Aires, 107 : 273-316, 36 Fig.

SANTSCHI, F.

1929. Mélange myrmécologique. Wien. Ent. Zeitg. 46 : 84-93.

SCHAXEL, J.

1922. Grundzuege der Theorienbildung in der Biologie. Jena, Fischer, 2. ed., 367 pp.

STAHEL, G. & GEIJSKES, D. C.

1939. Ueber den Bau der Nester von *Atta cephalotes* L. und *Atta sexdens* L. Rev. de Ent., Rio de Janeiro, 10 : 27-78, 21 Fig., 26 Pl.

WEBER, N. A.

1938. The biology of the fungus-growing ants. Part II. Nesting habits of the bachac (*Atta cephalotes* L.). Trop. Agric. Trinidad, 14 : 223-226, 8 Fig.

WEBER, N. A.

1938. The biology of the fungus-growing ants. Part III. The sporophore of the fungus grown by *Atta cephalotes* and a review of reported sporophores. Rev. de Ent., Rio de Janeiro, 8 : 265-272, 4 Pl.

WEBER, N. A.

1938. The biology of the fungus-growing ants. Part IV. Additional new forms. Part V. The Attini of Bolivia. *Rev. de Ent.*, Rio de Janeiro, 9 : 154-206, 21 Fig.

WEBER, N. A.

1941. The biology of the fungus-growing ants. Part VII. The Barro Colorado Island, Canal Zone, species. *Rev. de Ent.*, Rio de Janeiro, 12 : 93-130, 14 Pl.

WEBER, N. A.

1945. The biology of the fungus-growing ants. Part VIII. The Trinidad, B.W.I., species. *Rev. de Ent.*, Rio de Janeiro, 16 : 1-88, 1 Fig., 8 Pl.

WEBER, N. A.

1946. The biology of the fungus-growing ants. Part IX. The British Guiana species. *Rev. de Ent.*, Rio de Janeiro, 17 : 114-172, 5 Fig., 8 Pl.

WEBER, N. A.

1947. Lower Orinoco River fungus-growing ants. *Bol. Ent. Venezolana*, 6 : 143-161, 2 Pl.

WEBER, N. A.

1907. The fungus-growing ants of North America. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, New York, 23 : 669-807, 31 Fig., 5 Pl.